Bull. et Mém. de la Société d'Anthropologie de Paris, n.s. t. 12, 2000, 3–4, p. 423–430.

SUR LE GOUT DES TANNINS ET LA PERCEPTION D'UNE SUBSTANCE AMERE (PROP)

Marie-Odile Monneuse[1], André Marez[2], Patrick Pasquet[3],
Bruno Simmen[1], Claude-Marcel Hladik[1]

Résumé. — La question de la covariation de la perception des substances à effet répulsif chez l'Homme a été abordée en effectuant des tests d'évaluation sensorielle (intensité de la perception et valeur hédonique) des composés phénoliques (tannins condensés) contenus dans la peau de banane immature et du 6-*n*-propylthiouracile (PROP) sur 188 sujets volontaires. L'absence de corrélation entre la perception du goût particulier des polyphénols et le statut goûteur / non-goûteur vis-à-vis du PROP est discutée en fonction des adaptations sensorielles permettant aux Primates d'éviter les composés toxiques de leur environnement.

Mots-clés : tannin, astringence, PROP, agueusie spécifique.

ON THE PECULIAR TASTE OF TANNINS AND ITS RELATIONSHIP TO PROP TASTER STATUS

Summary. — In order to explore covariation in taste perception of repellent substances, we carried out sensory evaluation tests (taste intensity and hedonic values) on 188 volunteers using phenolic compounds (condensed tannins) of unripe banana skins, and 6-*n*-propylthiouracil (PROP). The lack of correlation found between PROP taster status and the peculiar taste of tannins is discussed in relation to the adaptive taste responses that allow nonhuman primate species and human to avoid naturally occurring toxic compounds.

Key words: tannin, astringency, PROP, taste blindness.

1. CNRS EP 2017 (Eco-anthropologie : Environnements, individus, sociétés), Laboratoire d'Ecologie Générale du MNHN, 4, avenue du Petit Château, 91800 Brunoy. e-mail : monneuse@ccr.jussieu.fr

2. Université Paris XII, IUT de Créteil, Département de génie biologique, 61, avenue du Général de Gaulle, 94010 Créteil cedex

3. CNRS UPR 2147 (Dynamique de l'évolution humaine), 44 rue de l'Amiral Mouchez, 75014 Paris.

INTRODUCTION

Bien que les tannins soient des produits abondants dans les végétaux consommés par les Primates (Simmen *et al.*, 1999), les modalités de leur discrimination gustative commencent seulement à être explorées (Hladik et Pasquet, 1999). Chez l'homme, les stimulations oro-pharyngées exercées par les tannins correspondent, par exemple, au goût très désagréable du kaki immature (*Diospyros kaki*), de la prunelle (*Prunus spinosa*) ou de certaines variétés de poires. Les tannins présents sous l'épicarpe et dans le péricarpe de beaucoup de fruits avant totale maturation (Goldstein et Swain, 1963) leur confèrent un goût très dissuasif, les préservant des consommateurs qui détruiraient les graines immatures.

Lorsque l'on ingère des aliments riches en tannins, la sensation d'astringence (souvent décrite comme une âpreté caractéristique ou sensation de « *bouche sèche* ») est en partie due à la précipitation des glycoprotéines contenues dans la salive, faisant perdre à celle-ci son pouvoir lubrifiant. Une alimentation trop riche en tannins peut, en fonction de leur propriété de former des complexes insolubles avec les protéines, provoquer de graves carences nutritionnelles, soit par la neutralisation des enzymes digestives, soit par une forte baisse de la biodisponibilité des acides aminés essentiels dans les aliments ingérés (Daiber, 1975 ; Glendinning, 1992 ; Nguz et Huyghebaert, 1998). Cependant, la perception des tannins ne repose pas exclusivement sur cette sensation tactile. En effet, un signal typiquement gustatif a été enregistré sur la branche de la corde du tympan (nerf de la gustation) d'un Primate dont la langue était stimulée par un tannin (Hellekant *et al.*, 1993).

La perception des tannins en relation avec celle des autres produits de « *défense* » chimique des végétaux est mal connue. Cette question de la covariation de la perception des substances à effet répulsif revêt un intérêt particulier en anthropologie dans la mesure où le système gustatif de l'Homme et de ses ancêtres a évolué en fonction de l'abondance et de la toxicité de ces produits dans l'environnement alimentaire. Les recherches en électrophysiologie sur les réponses des fibres gustatives isolées de la corde du tympan chez les Primates non-humains indiquent l'existence d'un groupe de fibres qui présentent une sensibilité commune à des substances amères (pour l'Homme) et à des tannins (Danilova *et al.*, 1998). Toutefois, ces études se sont limitées à la seule catégorie des tannins hydrolysables, alors que les tannins condensés sont les plus représentés parmi les ressources alimentaires potentiellement accessibles aux Primates (Wrangham et Waterman, 1983).

Dans cette étude, nous nous proposons d'analyser la relation entre la sensibilité vis à vis des tannins condensés présents dans la peau des bananes immatures et le statut goûteur / non goûteur vis à vis de l'amertume du 6-*n*-propylthiouracile (PROP). Parmi les produits goûtant dans l'amer, le phénylthiocarbamide (PTC) et ses dérivés, tel le PROP, ont fait l'objet d'investigations portant sur le déterminisme génétique de leur perception et les agueusies partielles qui les caractérisent chez l'Homme. La fréquence des individus peu sensibles ou totalement insensibles à l'amertume de ces composés varie d'une population

à l'autre (*cf.* revue de Hladik et Pasquet, 1999). L'absence d'agueusie dans certaines populations, notamment Amérindiennes, a été interprétée comme le reflet d'une sélection des gênes « *goûteurs* » dans un environnement riche en produits toxiques (Greene, 1974). L'acuité gustative vis à vis du PROP est généralement corrélée à une sensibilité accrue à certaines substances amères ou sucrées (Bartoshuk, 1979 ; Gent et Bartoshuk, 1983 ; Drewnowski *et al.*, 1997a). Cette tendance pourrait ainsi s'appliquer aux composés polyphénoliques, d'autant que quelques cas d'agueusie spécifique aux tannins de la peau de banane verte ont été observés (Hladik, observation personnelle).

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les tests de gustation des polyphénols et du PROP ont porté sur une population d'étudiants volontaires du département du génie biologique de l'I.U.T. de Créteil, Val de Marne, soit au total 188 sujets (55 hommes et 133 femmes).

Pour les polyphénols, les sujets devaient goûter la partie interne de la peau de bananes (*Musa sapientum*) encore vertes, c'est à dire laissées au murissoir pendant 2 jours au lieu de 7 (contrairement aux tannins hydrolysables, il n'existe pas de forme commercialisée des tannins condensés). Les polyphénols présents dans cette partie du fruit ainsi que dans la pulpe immature de certaines variétés sont essentiellement des procyanidines (Macheix *et al.*, 1990) et évoquent chez la plupart des personnes une vive réaction de rejet au contact de la langue. L'extrémité du fruit était coupée et débarrassée de sa pulpe afin que les sujets aient un contact direct avec la partie la plus riche en tannins. Chaque sujet devait décrire la qualité du goût perçu (incluant la sensation d'astringence), puis son intensité et sa valeur hédonique sur des échelles de catégorie sémantique à 9 points : d'« *extrêmement faible* » (1) à « *extrêmement fort* » (9) pour l'échelle d'intensité ; d'« *extrêmement agréable* » (1) à « *extrêmement désagréable* » (9) pour l'échelle d'évaluation hédonique.

Le statut de non-goûteurs / goûteurs vis-à-vis de l'amertume du PROP a été déterminé par un protocole rapide qui consiste à mettre au contact de la langue un papier filtre (Whatman n° 1) de 2,7 cm^2 préalablement trempé dans une solution saturée de PROP (Sigma Inc) et séché (Drewnowski *et al.*, 1997b). Les sujets ayant perçu une qualité gustative devaient noter l'intensité et la valeur hédonique associées à cette qualité sur des échelles à 9 points analogues à celles utilisées pour le goût des tannins. Etaient considérés « *non goûteurs* » les sujets ne percevant aucun goût et ceux dont la note d'intensité était inférieure ou égale à 2 (« *très faible* »). Etaient classés « *super-goûteurs* » les sujets dont la note d'intensité était supérieure ou égale à 7 (« *fort* »). Les sujet ayant noté de 3 à 6 étaient classés parmi les « *goûteurs moyens* ». La classification des sujets en goûteurs et non goûteurs a été vérifiée en proposant une solution de PROP à 0,1 M (concentration limite qui permet de définir la catégorie des goûteurs dans les populations humaines ; d'après Gent et Bartoshuk, 1983)

Le logiciel STATISTICA (version 5, Statsoft, Maisons-Alfort, France) a été utilisé pour le traitement statistique des données. Les réponses des sujets, répartis par catégories, ont été analysées à l'aide du chi^2. Le test de Kruskall-Wallis a été appliqué pour l'analyse comparative des niveaux médians d'intensité et de réponse hédonique à la peau de banane en fonction du statut de goûteur au PROP. La covariation des deux dimensions (intensité et hédonisme) a été estimée pour chaque produit à l'aide du coefficient de corrélation des rangs de Spearman.

RÉSULTATS ET DISCUSSION

La grande majorité des sujets (94 %) ont perçu le goût de la peau de bananes vertes comme astringent, éventuellement associé à l'amertume ou à l'acidité. Outre les sujets ayant nommé le goût amer comme seule composante (5 %), 4 sujets n'ont identifié ni l'astringence ni l'amertume. Malgré une tendance chez les sujets féminins à percevoir le produit plus intensément que les sujets masculins, la répartition des notes d'intensité entre les deux sexes n'est pas significativement différente ($\chi^2 = 8{,}14$; d.d.l. = 6 ; $p = 0{,}23$). De même il n'apparaît aucune influence significative du sexe sur la répartition des notes hédoniques ($\chi^2 = 4{,}16$; d.d.l. = 4 ; $p = 0{,}38$). Plus des trois quarts des sujets trouvent ce goût intense ou très intense, les intensités perçues étant réparties de manière monomodale (Figure 1). Une proportion similaire de personnes qualifie le produit de désagréable à extrêmement désagréable (Figure 2). Ainsi l'agueusie partielle observée par l'un d'entre nous (C.M.H.) en dehors de ces tests, et qui suppose un abaissement conjoint de la sensibilité gustative et tactile semble donc être un trait rare dans les populations humaines.

Parmi ceux qui ont perçu le PROP, plus de 9 sujets sur 10 ont identifié une composante amère au contact du produit. En ce qui concerne la distribution de la sensibilité pour cette substance, 24,6 % des personnes ont été classées super-goûteurs, 49,7 % goûteurs moyens et 25,7 % non-goûteurs. La répartition des sensibilités selon les sexes ne diffère pas significativement ($\chi^2 = 0{,}86$; d.d.l. = 2 ; $p = 0{,}86$). Les notes d'intensité et de valeur hédonique données par les sujets ayant attribué une qualité gustative au PROP sont fortement corrélées ($\rho = 0{,}82$; $p < 0{,}001$; $n = 152$), le goût étant d'autant plus désagréable que l'intensité est élevée. Une corrélation plus faible est observée entre ces deux paramètres dans le cas des tannins ($\rho = 0{,}51$; $p < 0{,}001$; $n = 188$).

L'analyse comparative des niveaux médians d'intensité perçue au contact de la peau de banane immature en fonction du statut de goûteur au PROP ne révèle aucune différence significative entre catégories ($\chi^2 = 1{,}1$; d.d.l. = 2 ; $p = 0{,}57$). Il en va de même pour les niveaux médians de réponse hédonique ($\chi^2 = 0{,}27$; d.d.l. = 2 ; $p = 0{,}87$).

La perception de l'intensité de l'astringence n'est donc pas, selon nos résultats, associée à la sensibilité gustative au PROP. Smith *et al.* (1996) avaient déjà mis en évidence que le statut goûteur / non goûteur au PROP n'affectait pas le délai de l'astringence maximale perçue au contact des tannins extraits des pépins de raisin. L'absence de relation que nous

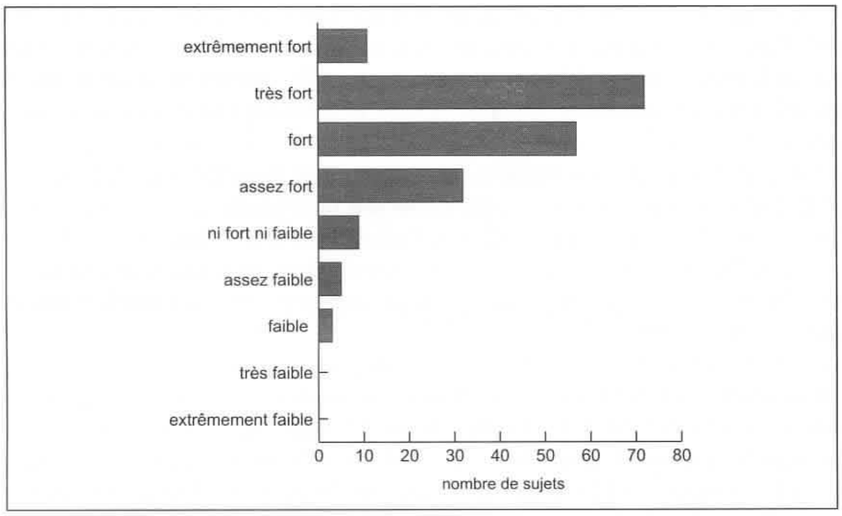

Figure 1. — Distribution de l'intensité gustative perçue au contact de la peau de banane immature (188 jeunes adultes).

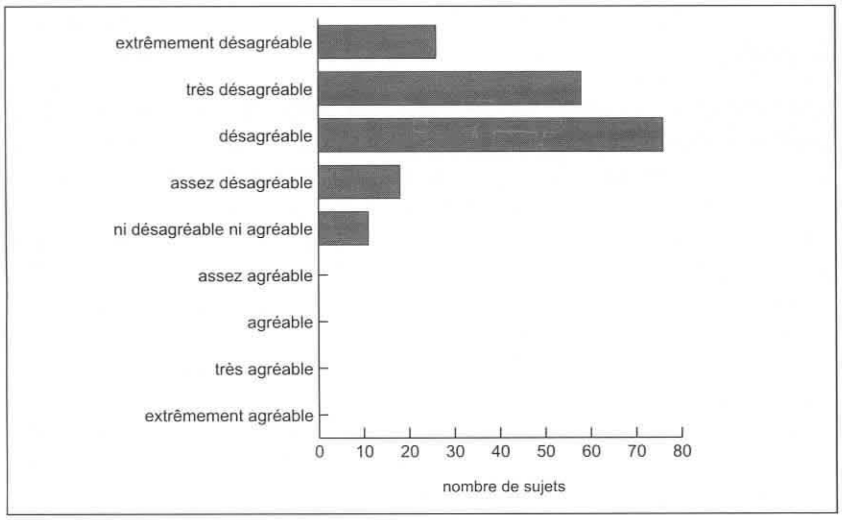

Figure 2. — Distribution de la valeur hédonique attribuée à la peau de banane immature (188 jeunes adultes).

avons constaté ne peut toutefois pas être généralisée à l'ensemble des substances qui goûtent dans l'amer car les données neurophysiologiques obtenues récemment chez un Primate (Danilova *et al.*, 1998) montrent que certaines fibres présentent une affinité commune pour différentes substances amères et pour un tannin hydrolysable (acide tannique).

Alternativement, les mécanismes sous-jacents de la perception des polyphénols pourraient être distincts selon le type condensé ou hydrolysable des tannins. Ainsi, contrairement aux résultats présentés ici, l'un d'entre nous, dans une étude récente a observé que les individus présentant la plus grande sensibilité (seuil de reconnaissance bas) au PROP tendent à posséder une sensibilité accrue pour deux tannins hydrolysables (Pasquet et Oberti, 2000).

Nos résultats peuvent être interprétés en fonction de l'adaptation du système gustatif aux produits de l'environnement dans lequel ont évolué les Primates. En particulier, la perception des produits comme les tannins ou les alcaloïdes a évolué en relation avec l'élaboration par les plantes de substances de défense chimique de plus en plus efficaces. Mais, en fonction de l'effet toxique distinct de ces types de produit, les alcaloïdes ayant une activité à faible concentration alors que les produits inhibiteurs de la digestion des protéines, selon les formes chimiques, ne sont généralement efficaces qu'à forte dose (Lebreton, 1982 ; Mole et Waterman, 1987), la diversification des possibilités de discrimination gustative de ces composés apparaît comme un avantage sélectif pour les Primates non-humains et pour l'Homme.

Remerciements

Nous remercions le département de Génie Biologique de l'IUT de Créteil pour nous avoir permis d'effectuer les tests de gustation.

BIBLIOGRAPHIE

BARTOSHUK (L.M.), 1979. Bitter taste of saccharin related to the genetic ability to taste the bitter substance 6-*n*-propylthiouracyl. *Science*, 205 : 934-935.

DAIBER (H.K.), 1975. Enzyme inhibition by polyphenol of sorghum grain and malt. *J. Sci. Food Agric.* 26 : 1399-1411.

DANILOVA (V.), HELLEKANT (G.), ROBES (T.), TINTI (J.M.), NOFRE (C.), 1998. Behavioral and single chorda tympani taste fiber responses in the common marmoset, *Callithrix jacchus jacchus. Ann. N. Y. Acad Sci.*, 855 : 160-164.

DREWNOWSKI (A.), HENDERSON (S.A.), SHORE (A.B.), 1997a. Taste responses to naringin, a flavonoid, and the acceptance of grapefruit juice are related to genetic sensitivity to 6-*n*-propylthiouracil. *Am. J. Clin. Nutr.* 66 : 391-397.

DREWNOWSKI (A.), HENDERSON (S.A.), SHORE (A.B.), 1997b. Genetic sensitivity to 6-*n*-propylthiouracil (PROP) and hedonic responses to bitter and sweet tastes. *Chem. Senses*, 22 : 27-37.

GENT (J.F.), BARTOSHUK (L.M.), 1983. Sweetness of sucrose, neohesperidin, dihydrochalcone, and saccharin is related to genetic ability to taste the bitter substance 6-*n*-propylthiouracyl. *Chem. Senses*, 7 : 265-272.

GLENDINNING (J.I.), 1992. Effects of salivary proline-rich proteins on ingestive responses to tannic acid in mice. *Chem. Senses*, 17 : 1-12.

GOLDSTEIN (J.L.), SWAIN (T.), 1963. Changes in tannins in ripening fruits. *Phytochem.*, 2 : 371-383.

GREENE (L.S.), 1974. Physical growth and development, neurological maturation and behavioral functioning in two Ecuadorean Andean communities where goiter is endemic. II. PTC taste sensitivity and neurological maturation. *Am. J. Phys. Anthrop.*, 41 : 139-151.

HELLEKANT (G.), HLADIK (C.M.), DENNYS (V.), SIMMEN (B.), ROBERTS (T.W.), GLASER (D.), DUBOIS (G.), WALTERS (D.E.), 1993. On the sense of taste in two Malagasy primates (*Microcebus murinus* and *Eulemur mongoz*). *Chem. Senses,* 18 : 307-320.

HLADIK (C.M.), PASQUET (P.), 1999. Evolution des comportements alimentaires : adaptations morphologiques et sensorielles. *Bull. Mém. Soc. Anthrop. Paris,* 11 : 307-332.

LEBRETON (P.), 1982. Tannins et alcaloïdes : deux tactiques phytochimiques de disuasion des herbivores. *Rev. Ecol.*, 36 : 539-572.

MACHEIX (J.J.), FLEURIET (A.), BILLOT (J.), 1990. *Fruit Phenolics*, CRC Press, Boca Raton, FL, 378 p.

MOLE (S.), WATERMAN (P.G.), 1987. A critical analysis of techniques for measuring tannins in ecological studies. II. Techniques for biochemically defining tannins. *Oecol.*, 72 : 148-156.

NGUZ (K.), HUYGHEBAERT (A.), 1998. Effet de la teneur en tanins sur la digestibilité *in vitro* des protéines de quelques variétés africaines de sorgho (*Sorghum bicolor* (L. Moench)). *Sci. Alim.*, 18 : 293-300.

PASQUET (P.), OBERTI (B.), 2000. The influence of PROP status on food preferences and food use of Tunisians. *International Symposium on food selection : from genes to culture*. Danone Institute, Paris.

SIMMEN (B.), HLADIK (A.), RIAMASIARISOA (P.L.), IACONELLI (S.), HLADIK (C.M.), 1999. Taste discrimination in lemurs and other primates, and the relationships to distribution of plant allelochemicals in different habitats of Madagascar. *In* : Rakotosamimanana B., Rasamimanana H., Ganzhorn J.U., Goodman S.M. (Eds.), *New directions in lemur studies*. Kluwer Academic/Plenum Publishers, New York, pp. 201-219.

SIMMEN (B.), JOSSEAUME (B.), ATRAMENTOWICZ (M.), 1999. Frugivory and taste responses to fructose and tannic acid in a prosimian primate and a didelphid marsupial. *J. Chem. Ecol.*, 25 : 331-346.

SMITH (A.K.), JUNE (H.), NOBLE (A.C.), 1996. Effects of viscosity on the bitterness and astrigency of grape seed tannin. *Food. Qual. Pref.*, 7 : 161-166.

WRANGHAM (R.W.), WATERMAN (P.G.),1983. Condensed tannins in fruits eaten by chimpanzees. *Biotrop.*, 15 : 217-222.